

A PROPOS D'UNE NOUVELLE ESPECE DE *PEDOBESIA*
(CHLOROPHYCEAE, DERBESIALES) PROVENANT
DES ILES GALAPAGOS : *PEDOBESIA FELDMANNII*¹ *

Christiane ABÉLARD**

RÉSUMÉ. — Une nouvelle espèce de *Pedobesia* en provenance des îles Galapagos et vivant sur le coralligène est décrite sous le nom de *Pedobesia feldmannii*. Son thalle siphonné dressé producteur de spores stéphanokontées est comparé avec celui des autres *Derbesiales* connues de l'Équateur et avec celui des trois *Pedobesia* actuellement connus. Le bouchon qui sépare le sporocyste du thalle végétatif qui le porte, est constitué par l'épaississement d'une seule paroi. Ce caractère est commun aux trois espèces de *Pedobesia*. Le problème concernant le cycle sexué de ce genre *Pedobesia* demeure non résolu.

SUMMARY. — A new species of *Pedobesia* originating in Galapagos islands, living on coral reef in depth is described. The siphonous erected thallus of this species, producing asexual stephanokontic zooids, is compared with the others *Derbesiales* known in Equator and with the others species of *Pedobesia*; it allows to distinguish a new species : *Pedobesia feldmannii*. The plug separating sporangium from the erected thallus is constituted by the thickening of only one wall. This character is common to the three known species of *Pedobesia*. The sexual life-cycle of genus *Pedobesia* is still unknown.

1. Communication présentée à la Société Phycologique de France (La Rochelle, 14 septembre 1981) sous le titre « A propos d'une nouvelle espèce de *Pedobesia* (Chlorophyceae, Siphonophycidae) obtenue à partir d'un stade «*Derbesia*» provenant des îles Galapagos ».

* Reçu le 7/81; accepté le 8/82.

** Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 Quai Saint Bernard, 75230 Paris Cedex 05.

INTRODUCTION

Le 20 février 1978, quelques fragments de coralligène provenant des Iles Galapagos² nous étaient confiés. Ils étaient pratiquement dépourvus de végétation, mais il a suffi de les conserver en eau de mer naturelle filtrée et aérée pour qu'apparaissent, parmi les différentes espèces d'algues, de délicats siphons à allure de *Derbesia* qui sont devenus fertiles au bout d'un mois et ont tout particulièrement retenu notre attention.

Les spores stéphanocontées émises par les sporocystes se sont immédiatement développées en donnant des thalles prostrés et calcifiés rappelant d'une manière frappante les thalles à squelettes calcifiés qui ont servi à définir le genre *Pedobesia* (Mac RAILD et WOMERSLEY, 1974). Cependant, l'ensemble de nos observations ne permet pas d'attribuer l'espèce étudiée ici à l'une ou à l'autre des deux espèces qui appartiennent actuellement au genre *Pedobesia* : *Pedobesia claviformis* (J. Ag.) Mac Ralid et Womersley 1974 (= *Derbesia claviformis* (J. Ag.) De Toni) et *Pedobesia lamourouxii* (J. Ag.) Feldmann et coll. 1975³ (= *Derbesia lamourouxii* (J. Ag.) Kjellman).

Le genre *Pedobesia* appartient à la famille des Derbesiales. La seule génération connue comporte deux stades morphologiques différents qui alternent : un thalle dressé porteur de sporocystes qui libèrent des spores stéphanocontées; un thalle constitué par des filaments et (ou) des disques à squelette calcifié provenant de la germination des spores stéphanocontées et susceptibles de donner naissance directement au stade dressé.

Chez les deux espèces déjà connues, le thalle discoïde calcifié présente un aspect à la fois zoné et rayonnant. Les zones concentriques correspondraient à des variations dans le rythme de croissance (FELDMANN et CODOMIER, 1974) et les lignes radiales sont dues à la structure particulière du squelette calcifié.

Élaboré dans l'épaisseur de la paroi du thalle discoïde au fur et à mesure de la croissance de celui-ci, le squelette est constitué : 1) d'une face dorsale plus ou moins épaisse, ornementée de perforations en boutonnières, 2) d'une face ventrale non ornementée, plus mince et située en retrait par rapport au front de croissance de la face dorsale, 3) de piliers reliant les deux faces.

Quand le thalle discoïde ne se développe pas, le fin siphon issu de la spore stéphanocontée s'allonge en un filament prostré très particulier qui 1) présente de place en place des points de calcification (FELDMANN et CODOMIER,

2. Mission océanographique internationale et pluridisciplinaire sur l'«Halfa Helix» aux îles Galapagos avec la Scripps Institution of Oceanography de La Jolla du 27 janvier au 10 février 1978; les participants français du C.N.R.S. étant une algologue : le Dr. Geneviève DUCLAUX, et une zoologue : le Dr. Françoise LAFARGUE.

3. Puisqu'elle est antérieure à celle de RIETEMA (1975), c'est cette combinaison qui doit être retenue.

1974; observations personnelles⁴), 2) garde la possibilité d'engendrer des disques calcifiés (observations personnelles sur *P. lamourouxii*), 3) n'a jamais le comportement des siphons dressés.

Au cours du cycle de vie décrit par MacRAILD et WOMERSLEY (1974) chez le *P. claviformis* n'interviennent ni gamétogenèse ni sexualité; le thalle rampant reproduit directement un siphon dressé sporogène.

Chez le *P. lamourouxii* et chez l'espèce des Galapagos étudiée ici, ni les filaments siphonnés prostrés ni le thalle rampant calcifié n'ont donné de thalle dressé sporogène.

La présente étude de la nouvelle espèce des Galapagos fut commencée sous la direction du Prof. Jean FELDMANN. Après sa disparition, survenue en septembre 1978, j'ai dû malheureusement poursuivre seule ce travail auquel M. FELDMANN aurait sûrement donné une toute autre dimension. Il était convenu d'attribuer à cette espèce un nom rappelant son origine géographique; aujourd'hui, en respectueux hommage à la mémoire du Prof. J. FELDMANN, je me permets de lui dédier ce travail et de donner son nom à l'espèce décrite.

La diagnose du *P. feldmannii* est précédée d'une analyse morphologique et cytologique des deux thalles connus, d'une comparaison de ceux-ci avec ceux de deux autres *Pedobesia*, et d'une comparaison du thalle dressé siphonné avec celui des *Derbesiales* de l'Équateur.

Mme Marie-Thérèse L'HARDY-HALOS a permis l'aboutissement de ce travail par ses encouragements répétés et grâce à ses conseils judicieux. D'autre part, j'ai toujours reçu au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum un accueil très compréhensif qui m'a été salutaire. Enfin, M. le Professeur F. MAGNE a consacré beaucoup de temps à relire et corriger mon manuscrit.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — TECHNIQUES DE CULTURE

Les premières observations ont été faites sur des cultures maintenues en eau de mer naturelle filtrée sur millipore à 0,45µm, aérée, à une température ambiante de 20° à 24° et exposées à la lumière du jour atténuée, au Nord - N-Est.

Par la suite, nous avons utilisé divers milieux et en particulier : 1) l'eau de mer enrichie par le milieu ES de PROVASOLI (1968); 2) le même milieu mais contenant une seule vitamine (B₁₂); 3) le milieu défini par RIETEMA (1970) contenant de l'extrait de terre et dépourvu de vitamine et 4) un milieu mis au point au Laboratoire de Biologie végétale marine (à 1 litre d'eau de mer, on ajoute NaNO₃ : 0,05 g; NaHPO₄ : 0,01 g; EDTA Na₂ : 0,02 g; TRIS : 0,025 g et 50 ml d'extrait de terre). Les cultures ont été maintenues entre 10° et 25°C en photorégimes de 8, 10, 12, 14 et 16 heures de jour par 24 heures, et sous un éclairage compris entre 700 et 4200 lux.

4. MacRAILD et WOMERSLEY ne signalent rien à ce propos chez le *P. claviformis* mais il est possible qu'il n'en soit pas ainsi lorsque la spore, après avoir développé un filament rampant, engendre directement le thalle dressé.

B. — PRÉPARATIONS CYTOLOGIQUES

Les méthodes utilisées sont les suivantes : 1) fixation par les liquides de WESTBROOK (1935, p. 565), de KARPECHENKO modifié par PAPENFUSS (1946, p. 422), le chromo-acétique de JOHANSEN, modifié par KERMARREC (1980) et le méthanol-acide formique proposé par VON STOSCH (1952); 2) parmi les colorations les plus employées, citons l'iodure de potassium iodé, le rouge congo, le rouge de ruthénium, le carmin acétique après mordantage à l'alun de fer et la réaction nucléale par la méthode classique de Feulgen.

RÉSULTATS

A. — MORPHOLOGIE

1. Le thalle dressé non calcifié

a) Les siphons végétatifs

Les siphons émergeant des fragments de coralligène maintenus en eau de mer sont simples, très courts (3 à 10 mm de long) et étroits (15 à 25 μm dans la région moyenne, 10 μm à l'apex). Transportés en eau de mer enrichie, ils s'allongent et s'élargissent jusqu'à atteindre 30 μm . Le plus souvent, ils se fixent au substrat et donnent deux sortes de ramifications : les unes horizontales, peu nombreuses et localisées au hasard; les autres dressées verticalement, régulièrement espacées de 500 μm en moyenne, naissent sur les siphons horizontaux (fig. 1). Il ne se forme ni étranglement ni bouchon au point de départ des ramifications.

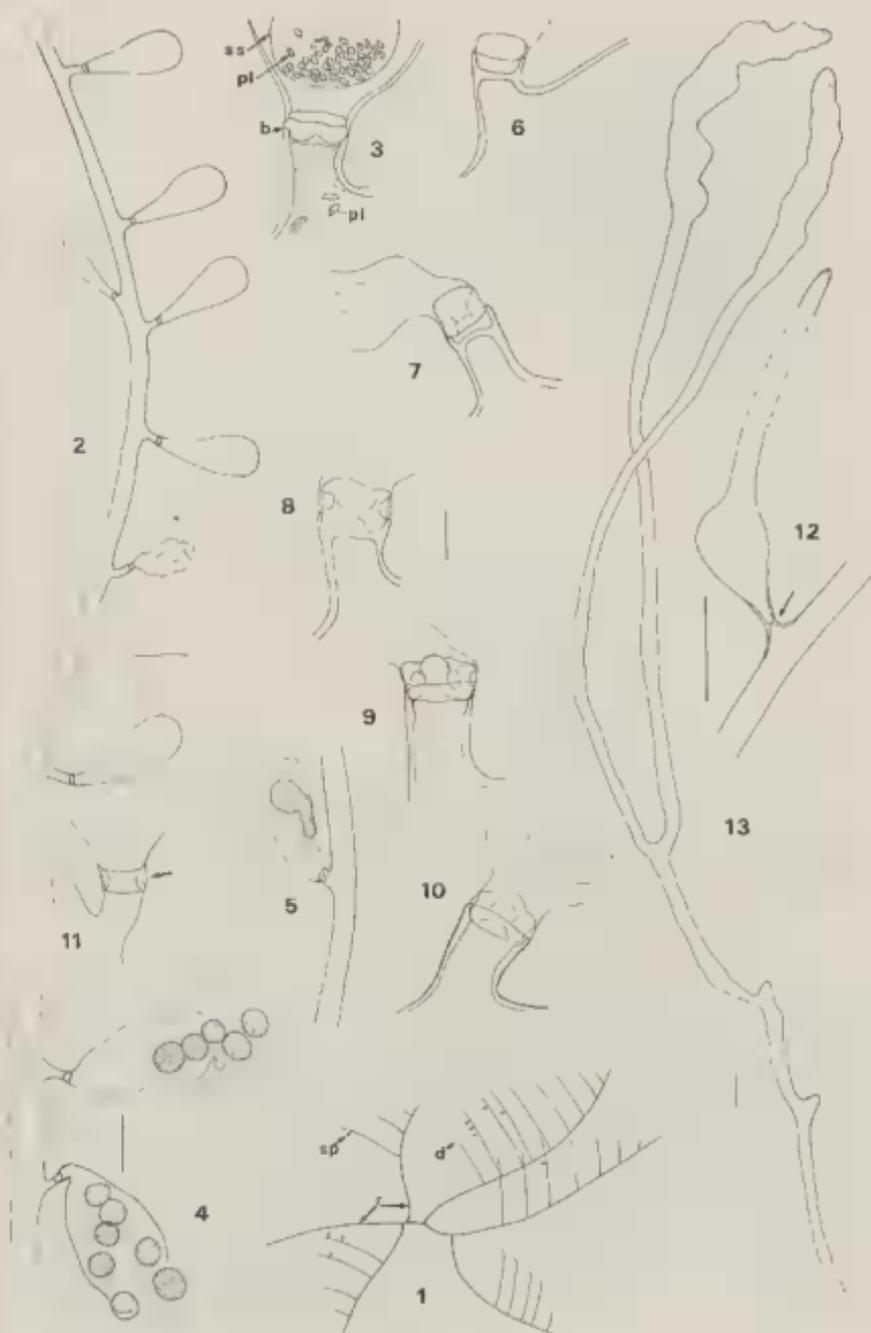
Les siphons dressés manifestent un phototropisme positif très net et tout-à-fait comparable à celui constaté par J. FELDMANN (1936) chez le *P. lamourouxii*. Tant qu'ils demeurent dressés, ils s'allongent mais ne se ramifient pas.

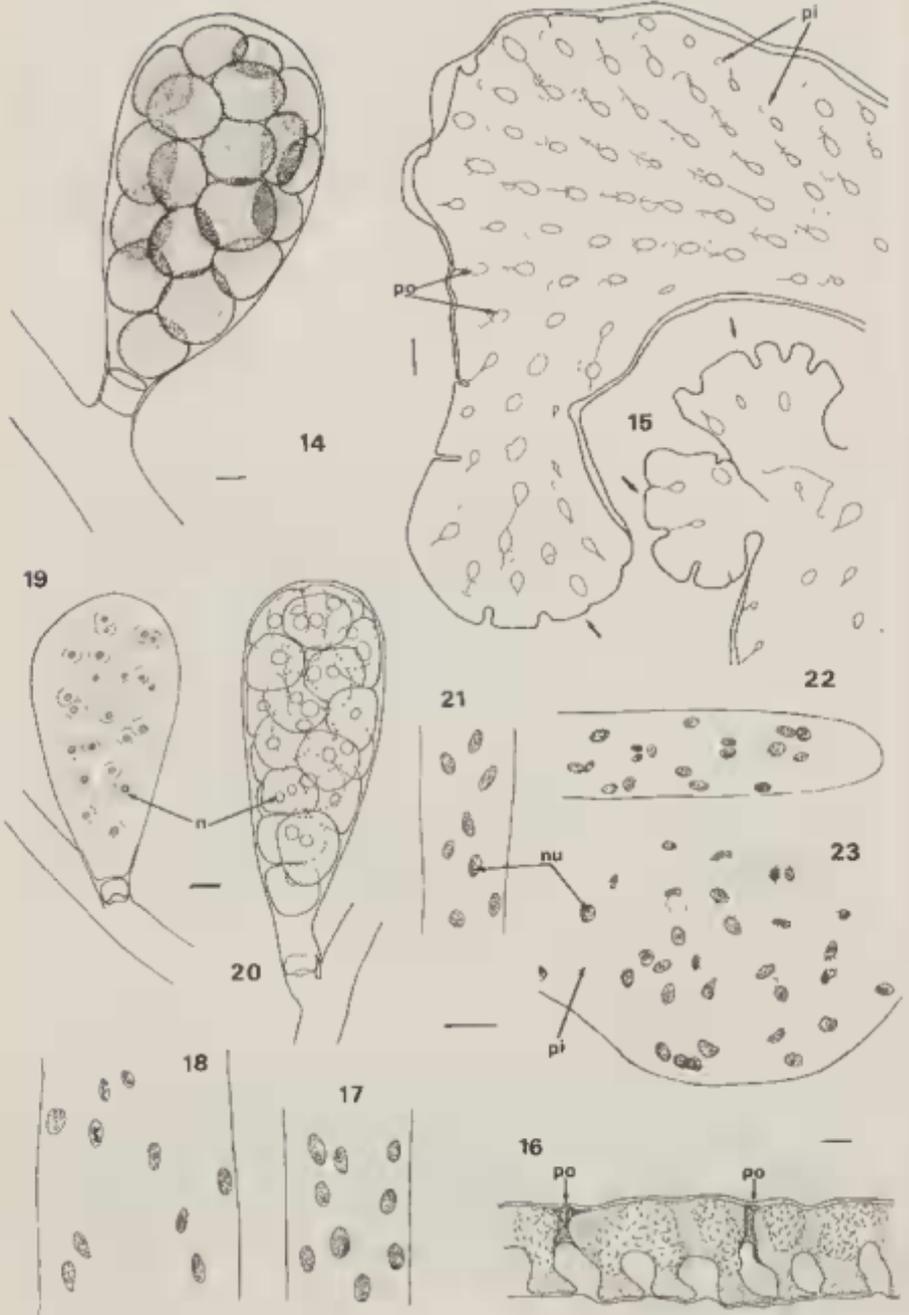
b) Les sporocystes

Ils se forment sur les siphons dressés dont ils constituent les seules ramifications latérales. Ils sont nombreux le long d'un même siphon où leur matura-

Fig. 1 : Schéma du thalle dressé : siphon ramifié (r: siphon rampant; d: siphon dressé; sp: sporocyste). 2 : Siphon dressé portant des sporocystes. 3 : Structure habituelle du bouchon vu sur le vivant avant l'émission des spores (ss: spore stéphanocontée; pl: plaste; b: bouchon). 4 : Sporocystes éclatés laissant sortir les spores stéphanocontées. 5 : Sporocyste ne renfermant plus qu'une zoospore laquelle germe *in situ*. 6, 7, 8, 9, 10 : différents aspects du bouchon à la base de sporocystes vides observés après fixation. 11 : Formation d'un bouchon. 12 : Sporocyste, dont le bouchon est inachevé, se développant en siphon végétatif. 13 : Filament prostré à calcification tardive obtenu en eau de mer naturelle.

Échelle des dessins : 2, 12, 13 : 100 μm ; 3, 6, 7, 8, 9, 10, 11 : 10 μm ; 4, 5 : 50 μm .





tion se fait au hasard et non progressivement de la base au sommet (fig. 2 et 24). Si les siphons sont conservés en eau de mer non enrichie, un seul sporocyste se développe sur chacun d'eux.

Chaque sporocyste est porté par un pédoncule qui mesure environ 10 à 12 μm de largeur, et dont la longueur ne dépasse pas 10 à 15 μm en eau de mer naturelle mais peut atteindre 50 μm en milieu enrichi. Un bouchon réfringent de 8 à 10 μm de haut sépare le sporocyste du pédoncule (fig. 3). Les sporocystes allongés mesurent 90-150 μm de long et 60-80 μm de large; leur taille maximum est atteinte en milieu enrichi : 140-210 μm de long et 65-90 μm de large (fig. 14). Ils renferment 14 à 30 zoospores subsphériques stéphanocontées (18-25-(35) μm de diamètre) qui sont émises toutes ensemble par éclatement du sporocyste (fig. 4 et 5). Elles ne restent mobiles que pendant quelques instants (généralement moins d'une minute) durant lesquels elles se déplacent peu. Elles tournoient sur elles-mêmes, puis tombent brusquement au fond de la boîte de Pétri ou bien s'immobilisent à l'interface eau-air. Les flagelles, nombreux, souples et courts (10 μm de long environ) sont disposés en couronne à la base d'un dôme peu proéminent et difficilement visible.

L'enveloppe déchirée du sporocyste est ténue et fugace, mais le bouchon demeure persistant au sommet du pédoncule (fig. 6, 7, 8, 9, 10). Quelquefois, le jeune sporocyste, au lieu de poursuivre son développement, évolue en siphon végétatif tandis que le bouchon demeure inachevé à la base du renflement amorcé. L'étude des bouchons inachevés a permis de saisir le stade initial du développement normal de l'épaississement interne de la paroi du pédoncule, habituellement difficile à observer (fig. 11 et 12).

2. Le thalle calcifié

a) formation et développement

Qu'elle soit fixée ou flottante, la spore émet un fin siphon de 10 à 15 μm d'épaisseur. Plus ou moins sinueux, ce filament siphonné prostré manifeste un phototropisme négatif très net, facile à contrôler lorsque la spore est flottante

Fig 14 : Sporocyste mûr et spores stéphanocontées. 15 : Squelette montrant les pores (po) en boutonnières et l'emplacement des piliers (pl. limités par les tirets); front de croissance signalé par une flèche. Idem photo fig. 31. 16 : Coupe d'un squelette montrant l'épaisseur de la couche supérieure, l'étalement des piliers formant la face inférieure, les pores (po) et les parties paraissant constituées de calcaire «alvéolé». 17 : Thalle dressé, fixé au chromo-acétique, coloré au carmin; noyaux au repos. 18 : Thalle dressé, fixé au méthanol-acide formique, hydrolysé, coloré au carmin; noyaux en division; les nucléoles ne sont pas visibles. 19 : Sporocyste encore immature montrant l'emplacement des noyaux groupés par paire (coloration par la méthode de Feulgen). 20 : Sporocyste, fixé et coloré (Feulgen), dont les spores sont individualisées et intensément colorées, l'emplacement des noyaux visible en plages claires. 21 : Thalle calcifié; noyau au repos et nucléole (nu). 22 : Thalle calcifié; sommet dont les noyaux sont en division, le nucléole n'est pas visible. 23 : Thalle calcifié; le disque est formé; noyaux au repos et nucléoles (nu); les tirets indiquent l'emplacement des piliers (pi). Echelles : 10 μm .

et lorsque l'on déplace la boîte de Pétri par rapport à la source lumineuse. Le comportement de ce filament prostré à l'égard de la lumière est donc bien différent de celui des siphons du thalle dressé.

Le filament siphonné prostré peut évoluer, selon les cas, de deux manières différentes : 1) ce filament prostré croît lentement, devient sinueux, demeure simple ou se ramifie, forme des épaisissements calcifiés sur son parcours, mais ne s'étale jamais en disque (fig. 30); un tel siphon continue de vivre ainsi sans évoluer; même en faisant varier les conditions de température, de photorégime et de milieu (fig. 13); 2) il demeure court, ne dépasse pas $500\mu\text{m}$ et s'étale rapidement en un disque calcifié pourvu d'ornementations rayonnantes et de zones concentriques sombres et claires (fig. 27, 28, 29); ce disque primaire peut alors bourgeonner des disques secondaires, soit à partir de sa face dorsale (et il se superposent alors à lui), soit à partir de la marge qui émet des proliférations cylindriques ou aplaties de dimensions variables qui finalement s'étaient en disques. Il arrive que le siphon se ramifie lui-même et les deux disques fils en s'étalant finissent par se juxtaposer (fig. 32, flèche). Ces proliférations marginales et dorsales permettent d'obtenir des thalles complexes et très prolifères à partir du développement d'une seule spore (comparer les fig. 33 et 34).

b) structure du squelette (fig. 15)

— la face dorsale en vue superficielle

En général, une frange non calcifiée borde les thalles discoïdes en croissance (fig. 35). Elle est colorée en vert sombre par les plastes très nombreux et bien visibles. En retrait, apparaît le bord indenté du squelette; les indentations sont à l'origine de boutonnières qui paraissent toutes localisées au point de jonction de bandes calcaires rayonnantes juxtaposées. Il arrive que le squelette atteigne la marge du thalle, et constitue à ce niveau un bourrelet brillant et épais.

Les boutonnières demeurent parfois ouvertes tandis que se poursuit la croissance du thalle. Il se forme alors une plage dépourvue de calcification qui peut d'ailleurs coïncider avec une ramification du siphon.

Les zones concentriques claires et sombres paraissent en relation avec l'importance relative de la calcification qui est plus intense au niveau des zones claires. Certaines zones sombres sont même totalement dépourvues de squelette et laissent voir le cytoplasme bourré de plastes.

— face ventrale en vue superficielle

Sur la face inférieure, le squelette est tout à fait différent; il est constitué de plaques plus ou moins jointives à contour polygonal et finement denticulé dont l'assemblage fait penser à une carapace de tortue (fig. 37 et 38). Cette

Fig. 24 : Développement d'un thalle dressé à partir d'une bouture prélevée sur un fragment de coralligène. Échelle : $500\mu\text{m}$. 25 : Sporocyste en formation, fixé et coloré au carmin. Les noyaux sont nombreux dans le siphon végétatif et dans la vésicule latérale qui



25



26



évoluera pour former un sporocyste. Échelle : 100 μ m. 26 : Siphon issu du développement d'une spore stéphanocontée; les plastes et l'amidon intraplastidial sont colorés par l'iode. Échelle : 10 μ m.

face, totalement dépourvue de boutonnières, est, de plus, tellement mince que le cytoplasme est visible par transparence (fig. 36).

— le squelette en coupe transversale (fig. 16)

La face ventrale, nettement plus mince que la face dorsale, est en partie détruite par un séjour de quelques heures dans un fixateur acide. Les plaques polygonales, observées en vue superficielle, représentent les bases étalées et juxtaposées des piliers issus de la face dorsale. Ce mode de formation permet de comprendre pourquoi la face ventrale du squelette est toujours en retrait par rapport à la face dorsale.

Enfin, les coupes transversales révèlent l'hétérogénéité du squelette qui présente, au niveau des piliers, un aspect alvéolé et par ailleurs finement granuleux; ceci rappelle la structure nanogrenue du thalle calcifié de *Pedobesia lamourouxii* observée en microscopie à balayage (FELDMANN et coll., 1975).

— Quelques remarques à propos de la formation des piliers et des boutonnières

En milieu enrichi, les thalles calcifiés présentent toujours un nombre à peu près égal de boutonnières et de piliers, aussi bien sur les thalles jeunes que sur les thalles âgés. En eau de mer naturelle, au contraire, les boutonnières, ici beaucoup plus petites, sont en moyenne dix fois plus nombreuses que les piliers (trois comptages successifs ont donné les chiffres suivants : 9 piliers pour 85 boutonnières; 11 piliers pour 102 boutonnières; 15 piliers pour 104 boutonnières) d'où la grande friabilité de ces thalles.

Ces observations suggèrent tout d'abord que la composition du milieu agit sur l'ornementation de la face dorsale sans modifier la structure du squelette; en effet, dans les deux cas, les piliers ont la même épaisseur moyenne ($3\mu\text{m}$) et leur espacement (8 à $12\mu\text{m}$) est à peu près identique. Il faut préciser cependant que les thalles observés en eau de mer naturelle se trouvaient fixés dans des anfractuosités du coralligène et donc soumis à un faible éclairement. Il est donc possible que la lumière joue également un rôle dans l'élaboration du squelette comme pourraient le montrer des expériences actuellement en cours dans lesquelles les conditions de l'environnement sont contrôlées.

B. — CYTOLOGIE

Jusqu'à présent toutes nos observations ont été réalisées en microscopie photonique.

Fig. 27 : Les deux thalles au contact l'un de l'autre au fond d'une boîte de Pétri. Échelle : $100\mu\text{m}$. 28 : Jeune thalle discoïde. Échelle : $100\mu\text{m}$. 29 : Thalle discoïde plus développé, le siphon initial, plus long que celui des fig. 27 et 28, est encore visible. Noter les zones concentriques résultant sans doute de variations dans le rythme de croissance du squelette, ainsi que l'ornementation rayonnante. Échelle : $100\mu\text{m}$. 30 : Thalle discoïde pourvu d'un siphon initial allongé; la calcification apparaît au niveau où le siphon s'élargit (flèche). Échelle : $100\mu\text{m}$. 31 : Un squelette vidé de son contenu. Échelle : $50\mu\text{m}$.



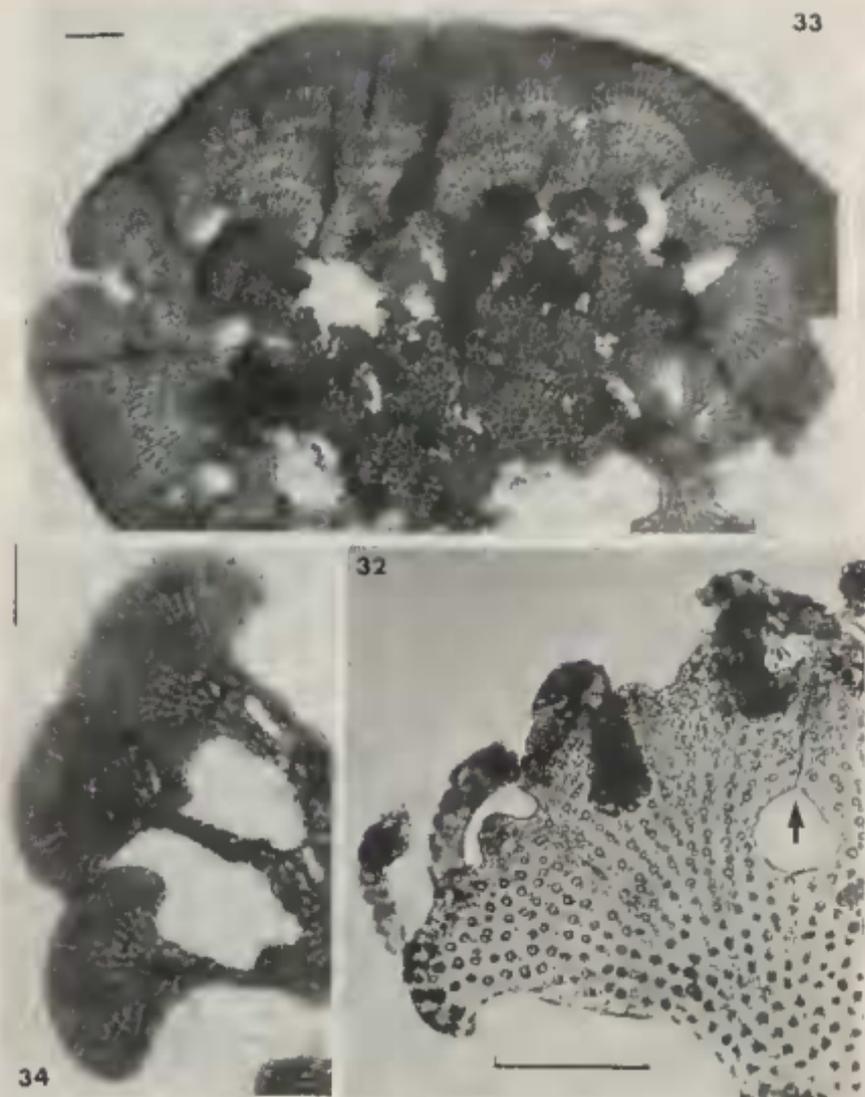


Fig. 32 : Bord d'un disque d'où partent des filaments marginaux; noter l'accrolement au cours de leur croissance de deux lobes d'un même disque. 33 : Thalle discoïde ramifié porteur de disques secondaires sur sa face supérieure. 34 : Bourgeoisement de disques marginaux qui s'accrolement au cours de leur croissance. Échelles : 100 μ m.

1. Les plastes.

Les chloroplastes sont identiques dans les filaments dressés, dans les spores

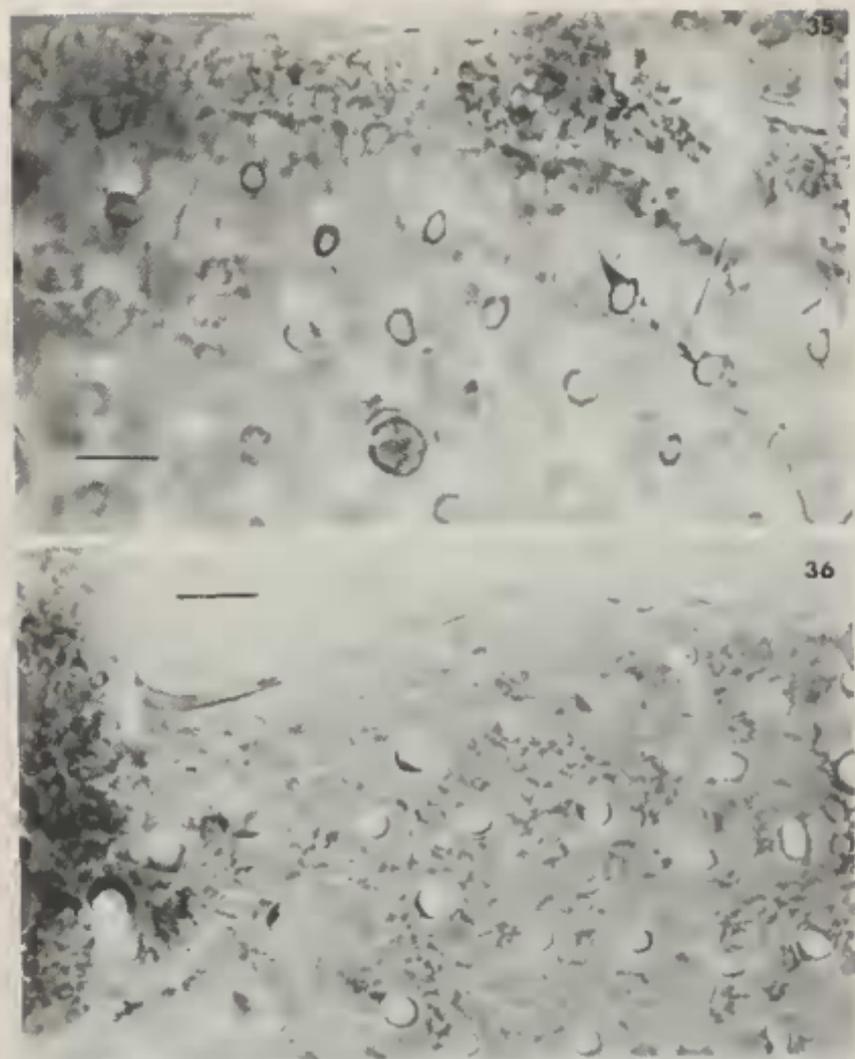


Fig 35 : Face supérieure d'un squelette dont la marge est en retrait par rapport à celle du cytoplasme du thalle discoïde. 36 : Le cytoplasme et les piliers (taches claires) sont visibles à travers la face inférieure du squelette du thalle discoïde. Échelle : 10 μ m.

libérées, où ils sont tassés et très nombreux, dans les filaments prostrés et dans le cytoplasme des disques calcifiés où ils sont surtout apparents en bordure du thalle et au niveau de zones de moindre calcification. Ils sont lenticulaires, oblongs, dépourvus de pyrénioïde et mesurent de 3 à 5 μ m de long, 2 μ m de large et 1 μ m d'épaisseur. Dans les siphons, ils sont alignés selon l'axe de crois-

sance; ils contiennent un, deux ou trois grains d'amidon intraplastidial, déjà visibles sur le vivant mais plus évidents encore après coloration par l'iodure de potassium iodé (fig. 26); cette coloration permet de constater en outre l'absence d'amyloplastes.

2. Les noyaux

a) Dans les filaments dressés

Invisibles sur le vivant, ils apparaissent très nettement après fixation au chromo-acétique et la coloration au carmin acétique; ils sont nombreux et petits (4 à 6 μ m) et disposés comme les plastes selon l'axe de croissance du siphon (fig. 17, 18, 25). Dans tous les cas, le nucléole est bien visible.

L'étude des noyaux par la méthode de FEULGEN est particulièrement difficile sur notre matériel dont l'ensemble du cytoplasme prend une couleur intense qui masque les noyaux avant même le passage dans l'eau sulfureuse. Cette observation rejoint celle RIETEMA (1975). Cette méthode a cependant permis de localiser les noyaux dans les sporocystes encore immatures (fig. 19). Ils sont groupés par paire, ce qui indique probablement une division synchrone et récente. Ils sont volumineux (5 à 7 μ m de diamètre) et conservent cette taille importante lorsque la différenciation des spores est terminée (fig. 20).

De profondes modifications interviennent donc entre le moment de l'initiation d'un sporocyste et le moment de la libération des spores. Elles concernent notamment le nombre, la disposition et la taille des noyaux.

b) Dans les siphons calcifiés discoïdes ou filamenteux

Les meilleures observations ont été faites sur des thalles fixés 48 heures dans le Karpechenko qui permet une décalcification suffisante. Après coloration *in toto* par le carmin acétique, les noyaux petits (2 à 6 μ m de diamètre) et nombreux sont très nettement mis en évidence aussi bien dans les filaments prostrés que dans les disques (fig. 21, 22, 23).

3. La paroi des thalles et le bouchon des sporocystes

Les essais de coloration par le Rouge Congo, indicateur de cellulose (MIRANDE, 1913), ont donné un résultat négatif sur la paroi des thalles dressés mais positif sur la paroi des sporocystes, le bouchon à la base de ceux-ci et la paroi des thalles discoïdes. Les spores stéphanocontées, avant même d'être libérées prennent aussi une teinte rose sous l'action du Rouge Congo. Le rouge de ruthenium a révélé la présence de composés pectiques dans la paroi du thalle calcifié mais non dans la paroi du thalle dressé.

C. — REPRODUCTION

Un éclaircissement moyen de 2000 lux environ est nécessaire à la fertilité des thalles dressés et à l'émission des spores stéphanocontées. Malgré les nombreux

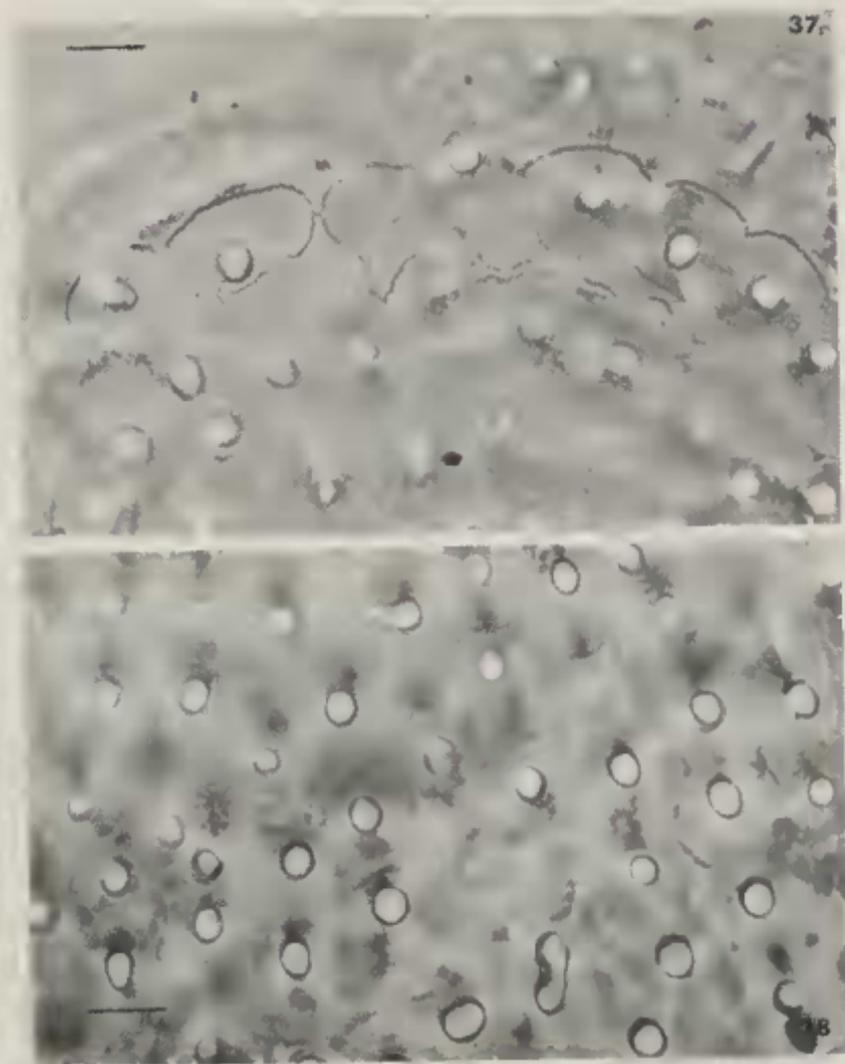


Fig. 37 : Face inférieure du squelette en cours de formation; étalement et accolement de la base des piliers. 38 : Face inférieure constituée de plaques polygonales et jointives. Échelle : 10/4m.

essais effectués à diverses températures (comprises entre 10° et 25°), photopériodes (comprises entre 8 et 16 heures de jour par 24 heures) et éclaircements (compris entre 700 lux et 4200 lux), nous n'avons obtenu ni la fertilité des thalles calcifiés, ni le développement direct de thalles dressés à partir des fila-

ments prostrés ou des thalles calcifiés. Ceux-ci se sont propagés végétativement par bourgeonnement de thalles secondaires qui peuvent s'isoler ensuite du thalle générateur et proliférer à leur tour; phénomène naturel de bouturage que nous avons pu reproduire maintes fois en séparant des thalles secondaires du thalle primaire.

DISCUSSION

Les résultats exposés précédemment conduisent à considérer cette algue comme une eusiphonale homoplastidiée (J. FELDMANN, 1946 et 1954), appelée encore Eusiphonée typique (CHADEFAUD, 1960) et même si son cycle n'est pas défini, la découverte de son hétéromorphisme particulier permet de la placer parmi les Derbesiales et plus précisément dans le genre *Pedobesia*.

Il nous paraît utile de résumer l'historique du genre *Derbesia* et les conditions de son démantèlement avant d'aborder le problème particulier du genre *Pedobesia* auquel se rattache *P. feldmannii*.

A. — LE GENRE *DERBESIA* AU MOMENT DE SA CRÉATION PAR SOLIER ET DÉTAILS SPÉCIFIQUES UTILISÉS DEPUIS PAR LES AUTEURS

SOLIER (1847) crée le genre *Derbesia* pour deux espèces rangées jusque là dans deux genres distincts : il s'agit d'un *Vaucheria* (*V. marina* Lyngbye) et d'un *Bryopsis* (*B. lamourouxii* J. Agardh)⁵. Ces espèces possèdent toutes deux une fronde siphonnée simple ou ramifiée, contenant des plastes verts, oblongs et portant latéralement des sporocystes dont les spores libérés se meuvent en tournant sur elles-mêmes grâce à une couronne de cils situés à la base d'un petit dôme.

Peu à peu, la description du genre se précise et de nombreuses autres espèces le rejoignent. Parmi les caractères systématiques les plus utilisés, il faut retenir le diamètre des siphons, la forme et la taille des sporocystes, le nombre et la taille des zoospores (DAVIS, 1908 sur *D. lamourouxii*; J. FELDMANN, 1937 sur *D. lamourouxii* et *D. tenuissima* (De Not.) Crouan; F. MAGNE, 1956 sur *D. marina* et *D. tenuissima*), la forme et la taille des plastes, la présence ou l'absence de pyrénoides (FELDMANN, 1937 et 1950; MAGNE, 1956), et la structure et l'origine du bouchon. Bien qu'il ne s'agisse pas d'un caractère taxinomique utilisable, il est intéressant de remarquer qu'au début de leur développement, les sporocystes peuvent évoluer en siphons végétatifs, phénomène déjà signalé chez diverses espèces (ZIEGLER et KINGSBURY, 1964; NEUMANN, 1969; SEARS et WILCE, 1970).

5. Les synonymies et les nouveaux noms de ces espèces ne seront pas évoqués dans ce travail dont le but n'est pas celui de la nomenclature à proprement parler.

Le bouchon peut en effet se constituer de deux façons : 1) deux cloisons se forment isolant une cellule au sommet du pédoncule (à la base du sporocyste), c'est le cas chez le sporocyste de *D. tenuissima*, *D. marina*, *D. longifructa*, *D. hollenbergii*; TAYLOR (1945) l'appelle alors «stalk-cell» et SCAGEL (1966) «compound (a pair of transverse wall) cell»; 2) un épaississement pariétal en anneau obture progressivement la lumière du pédoncule en étranglant le cytoplasme; c'est le cas chez le siphon dressé sporogène des *P. lamourouxii*, *P. claviformis* et *P. feldmannii*. Mac RAILD et WOMERSLEY (1974) parlent de «gelatinous septum».

MENZEL (1980) montre, chez le *D. tenuissima* en particulier, l'importance du bouchon dans la protection du thalle puisqu'il demeure présent après l'éclatement du sporocyste et la disparition de son enveloppe.

SEARS et WILCE (1970) ont discuté l'intérêt systématique de ces divers caractères morphologiques et cytologiques. Nous partageons le point de vue de ces auteurs en insistant toutefois sur l'importance des cultures contrôlées pour préciser les limites du polymorphisme intraspécifique, et analyser le déroulement du cycle de vie.

B. — LA DÉCOUVERTE DE CYCLES HÉTÉROMORPHES CHEZ LES *DERBESIA* ET L'ÉCLATEMENT SYSTÉMATIQUE DU GENRE

Les auteurs se sont aperçus que les *Derbesia* décrits ont en réalité un cycle hétéromorphe et la diversité de cet hétéromorphisme a conduit à la création de deux genres supplémentaires : les genres *Bryopsidella* et *Pedobesia*. Le genre *Derbesia* possède encore des espèces incomplètement connues dont le maintien au sein de ce genre demeure incertain.

1. Le genre *Derbesia* et le couple *Derbesia-Halicystis*

KORMANN (1938) met le premier en évidence, par des cultures, que les spores émises par le *Derbesia marina* (Lyngb.) Kjellm. donnent naissance à des thalles morphologiquement très différents vésiculeux et identifiables à une algue déjà connue sous le nom d'*Halicystis ovalis* (Lyngbye) Areschoug; les unes donnent naissance aux gamètes mâles, les autres aux gamètes femelles. De la même manière, par des cultures à partir de l'*Halicystis parvula* Schmitz, J. FELDMANN (1950) découvre que le *Derbesia tenuissima* (De Not) Crocan en est le sporophyte. Par la suite, PAGE (1970) à partir de l'*Halicystis osterhoutii* Blinks et Blinks et MAYHOUB (1976) à partir de l'*Halicystis boergesenii* Iyengar et Raman ont obtenu la génération sporophytique de chacune de ces espèces précédemment connues seulement sous leur forme gamétophytique.

2. Le genre *Bryopsidella*

HUSTEDE (1960, 1964) s'est aperçu que le *Derbesia neglecta* Berthold (1881) et le *Bryopsis halymeniae* Berthold (1882) sont les deux générations d'une même espèce pour laquelle J. FELDMANN (1969) a créé le genre nouveau

Bryopsidella. La diagnose de ce genre fut communiquée par son auteur à RIETEMA qui la publia en 1975 et proposa la nouvelle combinaison *Bryopsidella neglecta* (Berthold) Rietema.

3. Le genre *Pedobesia*

FELDMANN et CODOMIER (1974) découvrent que les spores stéphanocontées de *Derbesia lamourouxii* donnent naissance à des thalles discoïdes calcifiés de structure très particulière mais, en l'absence de reproduction de ces thalles, ne créent pas de genre. MACRAILD et WOMERSLEY (1974), peu de temps après, créent le genre *Pedobesia* pour le *Derbesia claviformis* dont les spores stéphanocontées donnent naissance à des thalles discoïdes calcifiés très semblables à ceux obtenus à partir du *D. lamourouxii*. Ce genre nouveau est immédiatement adopté par FELDMANN et coll. (1975). L'espèce décrite ici, possédant une forme calcifiée identique, est donc rattachée au genre *Pedobesia* et en constitue la troisième espèce connue.

Parmi les trois genres ainsi définis, deux d'entre eux ont un cycle normal hétéromorphe : l'alternance morphologique de génération coïncide avec l'alternance cytologique de phase (NEUMAN, 1969 et RIETEMA, 1972). Le sporophyte (*Derbesia*) et le gamétophyte (*Halicystis* ou *Bryopsidella*) sont morphologiquement différents et se succèdent.

Le genre *Pedobesia*, par contre, défini par MACRAILD et WOMERSLEY sur *P. claviformis*, pose un problème : l'alternance morphologique et la reproduction directe, découvertes sur cette espèce, se déroulent en un cycle asexué continuellement renouvelable pour cette espèce dans son milieu naturel et en culture. L'étude des *Pedobesia lamourouxii* et *feldmannii* ne résoud pas le problème puisque le retour à la forme dressée n'a pas été obtenue à partir de la forme prostrée filamenteuse ou calcifiée. Il n'est pas impossible que, sous certaines conditions non encore mises au point, la forme prostrée puisse donner naissance à des organes reproducteurs sexués, comme J. FELDMANN et CODOMIER (1974) l'avaient suggéré.

C. — COMPARAISON DU *PEDOBESIA FELDMANNII* AVEC LES *DERBESIALES* DES ILES GALAPAGOS

TAYLOR (1945), à la suite d'une expédition, indique la présence de trois espèces de *Derbesia* aux îles Galapagos : *D. longifructa* Taylor, *D. prolifica* Taylor et *D. hollenbergii* Taylor et propose une clef de détermination pour ces trois espèces qu'il connaissait de l'Équateur depuis 1934.

Dans ses récoltes de la même région, DAWSON (1963) note la présence de trois autres espèces : *D. neglecta* Berthold, *D. marina* (Lyngb.) Kjellm. et *D. attenuata* Dawson. Décrit de Nha Trang (DAWSON, 1954), ce dernier *Derbesia* avait déjà été trouvé dans le Pacifique (DAWSON, 1957, 1961). Un *Derbesia attenuata* a été également décrit par FUNK (1955); il semble très différent de l'espèce de DAWSON. ERCEGOVIC (1957) l'apparente au *D. neglecta* Berthold mais toute décision systématique à son sujet requiert de nouveaux

détails descriptifs.

Simple compilation de travaux antérieurs, la liste des Algues benthiques publiée par SILVA (1966) ne renferme aucune espèce supplémentaire.

Noms d'espèce	Caractères des Thalles sporophytiques	Plastes Pyrénoïdes	Sporocystes long. x larg.	Pédoncules long. x larg.	Bouillon	Thalle gamétophyte ou autre thalle	Habitat
<i>D. longifructa</i> Taylor 1945	Échovétérées, sommets libres incurvés, dichotomes avec rares cloisons; 15-75 µm d'épaisseur.	pas d'indication	ovoides-cylindriques 20-30x15-30µm filigranés ou groupés par deux.	oblique très court 14-17 µm épaisseur	cell. laquée par deux parois, puis rétrécie; 4-6 µm épais.	inconnu	eau peu prof. sur rochers exposés, équateur
<i>D. prolifica</i> Taylor 1945	Échovétérée à la base, puis touffes 1,5cm; omb. sommitales; 15q. incurvés; 120-250 µm épais.	pas d'indication	subgloboïdes 150-210 µm, en série, souvent unilatérale sur rameaux dressés.	à angle droit ou lég. oblique 32-42 µm épaisseur	petite cell. basale ou cloison	inconnu	zone intertidale, Galapagos californie; sud Afrique
<i>D. hollenbergii</i> Taylor 1945	En touffe de 161,5 cm de haut, parfois ramifiée, clois. rares; sommet incurvé; 10 - 142 µm épais.	pas d'indication	150-165 x 185-210 µm isolés ou 2 ou 3.	25-50 µm	cellule	inconnu	épiphyte zone intertidale Galapagos
<i>D. ovale</i> Berth. * <i>Stycolidella arctica</i> (Berthold) Rostera	Chenopées; fil. très capill., rameaux largués largement détalés, non latérale; 12-14 µm épaisseur.	très petits fusiformes, sans pyrénoides	piriformes 35-140x40-60µm	20-30x 5µm	Cellule de 10 µm hauteur	connu	rochers ou rives; des continents; Galapagos Méditerranée
<i>D. marina</i> (Ag.) R. Jellin. Dawson 1963	Long. cylindr. très étendus à leur base cell. intercalaire; 10-70 µm épaisseur.	petites (2µm) lentocylindriques sans pyrénoides	ovoides-subgloboïdes 100-150x50-60 µm	déroulé (15 µm) et court	Cellule de 10 µm haut.	connu	sur rochers, Écosse du niveau du rocher (Galapagos) à plus de prof. (Méditerranée) nord de l'Europe
<i>D. arborescens</i> Dawson 1954 Dawson 1963	Rameau: 2,5 à 4,5cm dichotomes à angle aigu base filaments perlatés, lobés et ramifiés.	pas d'indication	inconnu			inconnu	épiphyte sur algues; Méditerranée tropicale, Galapagos
<i>P. feldmannii</i> nov. sp.	Fil. basaux larg. ramifiés, cylindr.; rameaux dressés à angle droit de 2 à 10 cm de hauteur; 20 à 30 µm d'épaisseur, créneaux au sommet (10 µm); sans cloison à leur base.	verticillaires sans pyrénoides 3 à 5 µm long.	allongés: 120-210 x 50-85 µm isolés ou en raquette en milieu enrichi	court 10-15 x 10-12 µm	une cloison transversale épaisse réfringente	Thalle calcifié densément strié; la base retour au thalle sporophytique	en profondeur sur corallifères Galapagos
<i>P. lacustris</i> (D. Ag.) Sellar	Filaments dressés de 10 cm hauteur et plus ramifié en verticilles; rameaux étés. à leur base; 400 à 600 µm d'épaisseur.	petits (2 à 3 µm) sans pyrénoides	globuleux, non loin du sommet des filaments 300-400 µm de diamètre	indistinct	une cloison transversale épaisse réfringente	Thalle calcifié densément strié; la base retour au thalle sporophytique	sur rochers à marée basse ou au niveau, sud Europe, Médit., Caraïbes; Galapagos; Méditerranée; Calif.
<i>P. clauseniformis</i> (D. Ag.) De Toni	Filaments dressés simples de 3 à 6 cm de hauteur; 2 à 3 mm d'épaisseur	2 à 5 µm long 1 µm de large	globoïdes de 120-150 µm et jusqu'à 1000µm près de l'apex	indistinct	cloison elliptique (isolée) non septée	Thalle calcifié avec retour direct au thalle sporophytique	sur rochers exposés au niveau ou dessous du niveau des basses mers Australie

Tableau I -- Comparaison des Derbesiales de l'Équateur et des *Pedobesia* connus

La comparaison du thalle dressé du *Pedobesia feldmannii* avec celui des *Derbesiales* inventoriées ci-dessus (Tableau I) montre qu'aucune affinité morphologique n'existe entre ces différentes espèces.

D. — COMPARAISON DE TROIS ESPÈCES DE *PEDOBESIA* ACTUELLEMENT CONNUES

1. Caractères distinctifs du *P. lamourouxii* et du *P. clavaeformis*

Sous leur forme filamenteuse, les deux espèces se distinguent par le diamètre de leurs siphons dressés (5 fois plus grand chez le *P. clavaeformis*), l'absence de ramification chez le *P. clavaeformis* alors que *P. lamourouxii* peut être pourvu de proliférations disposées en verticilles (FELDMANN, 1936, 1937). Dans les deux espèces, les sporocystes sont sphériques, sessiles et de même taille, mais situés plus près de l'apex chez *P. clavaeformis* et ils sont séparés du siphon par une cloison annulaire plus ou moins épaisse.

Le thalle calcifié est plus épais chez le *P. clavaeformis* (20 à 50 μm) que chez le *P. lamourouxii* (15 à 25 μm). Ces mensurations doivent cependant être considérées avec prudence, compte tenu de l'influence probable des facteurs de l'environnement. En effet, des observations personnelles sur des cultures de *P. lamourouxii* entreprises en juin 1981 suggèrent que la variabilité de l'épaisseur du squelette et la modification du nombre des perforations en boutonnières de la face dorsale par rapport au nombre de piliers formés sont vraisemblablement liées à la fois à l'intensité d'éclairement reçu par le thalle au cours de sa croissance et à la composition du milieu. Sous le même éclairement, nous avons noté que le rapport du nombre de boutonnières sur le nombre de piliers est de 10 à 13 ou de 6 à 7, selon la nature de la vitamine utilisée dans le milieu. Sur cette dernière espèce, nous avons complété les observations antérieures (J. FELDMANN et CODOMIER, 1974) en constatant que : 1) la face ventrale du squelette est constituée de plaques polygonales plus ou moins jointives correspondant à l'étalement des piliers comme chez le *P. feldmannii*; et 2) les siphons étroits situés à la base des proliférations marginales des thalles discoïdes peuvent posséder un squelette calcaire en forme de manchon dépourvu de pilier mais orné de boutonnières lesquelles sont alignées selon l'axe de croissance de la prolifération.

2. Caractères distinctifs du *Pedobesia feldmannii*

Les siphons dressés du *P. lamourouxii* et du *P. clavaeformis* sont beaucoup plus épais et plus longs que ceux du *Pedobesia feldmannii*; celui-ci possède en outre des sporocystes ovoïdes et brièvement pédonculés, donc bien différents des sporocystes sphériques et sessiles des deux autres espèces (Tableau I). En revanche, la structure du bouchon (de type épaississement annulaire) est semblable chez les trois espèces et semble constituer un caractère particulier aux *Pedobesia* qui permettra peut-être, en l'absence de cultures, de ranger dans ce genre les espèces ayant l'allure de *Derbesia* et dont les sporocystes sont sépa-

rés du reste du thalle par un bouchon résultant de l'épaississement annulaire d'une seule cloison. La gélification d'une portion de cytoplasme isolée entre deux cloisons paraît caractéristique des *Derbesia* sensu stricto et du *Bryopsidella* actuellement connu.

En l'absence d'une étude descriptive plus détaillée des thalles obtenus en culture dans des conditions contrôlées, le thalle calcifié ne peut fournir actuellement de caractères spécifiques utilisables.

Diagnose du *Pedobesia feldmannii* :

Filaments siphonnés simples dressés; non cloisonnés, 3 à 10 mm de hauteur, 20 à 30 μ m de largeur; apex atténué. Petits chloroplastes sans pyrénoïde. Sporocystes latéraux : 120-210 μ m de long, 50-85 μ m de large, brièvement pédicellés. Bouchon simple formé par un épaississement annulaire de la paroi. Zoospores globuleuses stéphanocontées ; 18 à 35 μ m de diamètre donnant naissance à un filament ou (et) à des disques calcifiés.

Hab. : Océan Pacifique, aux abords des côtes des Iles Galapagos.

Filis siphonaceis simplicibus erectis; non saepto; 3-10 mm altitudine, 20-30 μ m latitudine; apicibus attenuatis. Chromatophoris viridis minutis, sine pyrenoïde. Sporocystis lateralibus : 120-210 μ m longitudine, 50-85 μ m latitudine, cum breve pedicello. Obturamentibus simplicibus ab annulo parietis constitutis. Zoosporis globosis : 18-35 μ m cum flagellorum corona. Zoosporae germinatio unum filum aut (et) unum vel plures calcareos discs generat.

Hab. : In pacifico Oceano, proxime insularum «Galapagos» oras.

Holotype n^o 1, Galapagos, *Pedobesia feldmannii* Abélard; leg. in Herb. Crypt. Mus. Paris.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHADEFAUD, M., 1960 — Les végétaux non vasculaires. Cryptogamie in *Traité de Botanique systématique*. M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, Masson et Cie.
- DAVIS, B.M., 1908 — Spore formation in *Derbesia*. *Annals Bot.* 22, 85 : 1-20.
- DAWSON, E.Y., 1954 — Marine plants in the vicinity of Nha Trang, Viêt Nam. *Pac. Sci.* 8 (4) : 373-469.
- DAWSON, E.Y., 1957 — An annotated list of marine algae from Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *Pac. Sci.* 11 (1) : 104.
- DAWSON, E.Y., 1961 — A guide to the literature and distribution of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands. *Pacific Science* 15 (3) : 370-461.
- DAWSON, E.Y., 1963 — New records of marine algae from the Galapagos Islands. *Pacific Nat.* 4 (1).
- ERCEGOVIC, A., 1957 — La flore sous-marine de l'îlot de Jabuka. *Acta adriatica* 8 (8) : 130 p.

- FELDMANN, J., 1936 — Sur le phototropisme du *Derbesia lamourouxii* Solier. *Res. Algol.* 9 (1-2) : 145-147.
- FELDMANN, J., 1937 — Les algues marines de la côte des Albères. II. Chlorophyceae. *Rev. Algol.* 9, 68 p.
- FELDMANN, J., 1946 — Sur l'hétéroplastie de certaines Siphonales et leur classification. *C. R. Acad. Sc. Paris* 22 : 752-753.
- FELDMANN, J., 1950 — Sur l'existence d'une alternance de génération entre l'*Halicystis parvula* Schmitz et *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crouan. *C.R. Acad. Sci. Paris* 230 : 322-323.
- FELDMANN, J., 1954 — Sur la classification des Chlorophycées siphonnées. VIIIe Congrès Intern. de Botanique, Rapports et Communications. Sect. 17 : 96-98.
- FELDMANN, J., 1969 — Reproduction and life-cycle of Siphonous marine Chlorophyceae. Abstract XIe Intern. Bot. Congress, p. 249.
- FELDMANN, J. et CODOMIER, L., 1974 — Sur le développement des zoospores d'une Chlorophycée siphonnée marine : *Derbesia lamourouxii* (J. Ag.) Solier. *C. R. Acad. Sci. Paris* 278, ser. D : 1845-1848.
- FELDMANN, J., LOREAU, J.P., CODOMIER, L. et COUTÉ, A., 1975 — Morphologie et ultrastructure du squelette des thalles calcifiés de *Pedobesia* (ex *Derbesia*) *lamourouxii* (J. Ag.) comb. nov. *C. R. Acad. Sci Paris* 280, ser. D : 2641-2644.
- FUNK, G., 1955 — Beitrage zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel zugleich mikrotopographischer Atlas. *Public Stat. Zool. Napoli*, 25 (supplemento) : 23-24.
- HUSTEDE, H., 1960 — Über den Generationswechsel zwischen *Derbesia neglecta* Berth. und *Bryopsis halymeniae* Berth. *Naturwissenschaften* 47 : 19.
- HUSTEDE, H., 1964 — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über den Generationswechsel zwischen *Derbesia neglecta* Berth. und *Bryopsis halymeniae* Berth. *Bot. marina* 6 : 134-142.
- KERMARREC, A., 1980 — Sur la place de la méiose dans le cycle de deux Chlorophycées marines : *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Ag. et *Bryopsis hypnoïdes* Lamouroux (Codiales). *Cah. Biol. mar.* XXI : 443-466.
- KORNMANN, P., 1938 — Zur Entwicklungsgeschichte von *Derbesia* und *Halicystis*. *Planta* 28 : 464-470.
- MacRAILD, G.N. and WOMERSLEY, H.B.S., 1974 — The morphology and reproduction of *Derbesia clavaeformis* (J. Agardh) De Toni (Chlorophyta). *Phycologia* 13 (2) : 83-93.
- MAGNE, F., 1956 — Sur la présence de l'*Halicystis ovalis* (Lyngb.) Areschoug et du *Derbesia marina* (Lyngb.) Kjellm. dans la Manche. *Bull. Soc. bot. Fr.* 103 (7-8) : 488-490.
- MAYHOUB, H., 1976 — Sur l'existence d'un *Derbesia* dans le cycle de l'*Halicystis boergesenii* Iyengar et Raman (Chlorophycées, Derbesiales). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 282 (8) : 707-710.
- MENZEL, D., 1980 — Plug formation and peroxydase accumulation in two orders of siphonous green algae (Caulerpales and Dasycladales) in relation to fertilization and injury. *Phycologia* 19 (1) : 37-48.
- MIRANDE, R., 1913 — Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales. *Ann. Sci. nat. (Bot.)* 18 : 147-264.
- NEUMANN, K., 1969 — Beitrag zur Cytologie und Entwicklung der Siphonales Grünalge *Derbesia marina*. *Helgol. wiss. Meeresunters.* : 355-375.
- PAGE, J. Ziegler, 1970 — Existence of a *Derbesia* phase in the life history of *Halicystis osterhoutii* Blinks and Blinks. *J. Phycol.* 6 : 375-380.
- PAPENFUSS, G.F., 1946 — Structure and reproduction of *Trichogloea requienii*. *Bull. Torrey Bot. club.* 73 : 419-437.

- PROVASOLI, L., 1968 — Media and prospects for the cultivation of marine algae. In : Culture and collections of algae. Proc. U.S. Japan conference, Hakone, sept. 1966. A. WANTANABE and A. HATTORI editors, *Jap. Soc. Plant. Physiol.* : 63-65.
- RIETEMA, H., 1970 — Life-History of *Bryopsis plumosa* (Chlorophyceae, Caulerpaceae) from european coasts. *Acta Bot. neerl.* 19 (6) : 859-866.
- RIETEMA, H., 1972 — A morphological, developmental, and caryological study on the life history of *Bryopsis halymeniae* (Chlorophyceae). *Netherlands J. Sea Research* 5 (4) : 445-457.
- RIETEMA, H., 1975 — Comparative investigations on the life-histories and reproduction of some species in the siphonous green algal genera *Bryopsis* and *Derbesia*. Thèse de Doctorat de l'Université Groningen, 130 p.
- SCAGEL, R.F., 1966 — Marine Algae of British Columbia and Northern Washington, Part I : Chlorophyceae (Green Algae). *Nat. Museum of Canada, Bull.* n° 207, biol. ser. 74, 257 p., 49 pl.
- SEARS, J.R. and WILCE, R.T., 1970 — Reproduction and systematics of marine alga *Derbesia* (Chlorophyceae) in New England. *J. of Phycol.* 6 (4) : 381-392.
- SILVA, P.C., 1966 — Status of our knowledge of the Galapagos benthic marine algal flora. In : The Galapagos (Ed. by R.I. BOWMAN). *Univ. Calif. Press, Berkeley* XVIII : 149-156.
- SOLIER, A.J.J., 1847 — Mémoire sur deux algues zoosporées devant former un genre distinct, le genre *Derbesia*. *Ann. d. Sci. nat. Bot.*, ser. 3, 7 : 157-166.
- STOSCH, H.A. von, 1952 — Die Verwendung von Chloralhydrat oder Phenol zur Aufhellung und Phenol-Balsam als Einschlussmittel für Essigkarminpräparate. *Zuchter* 22 : 269-272.
- TAYLOR, W.R., 1945 — Pacific marine Algae of the Allan Hancock expeditions to the Galapagos Islands. A. Hancock Pac. Exp. *The University of Southern California Publications* 12, 528 p., 100 pl.
- WESTBROOK, M.A., 1935 — Observations on nuclear structure in the Florideae. *Beih. Bot. Centralbl.* 53 : 564-585.
- ZIEGLER, J.R. and KINSBURY, J.M., 1964 — Cultural studies on the marine green algal *Halicystis parvula*-*Derbesia tenuissima*. I. Normal and abnormal sexual and asexual reproduction. *Phycologia* 4 (2) : 105-116.